植物分类学报 26 (5): 371—377 (1988)
Acta Phytotaxonomica Sinica

落羽杉属植物的核型及细胞地理学研究*

李 林 初
(复旦大学生物系，上海)

摘要 本文分析了池杉 *Taxodium ascendens* 的核型，全由中部和近中部着丝点染色体组成，核型公式为 K(2n) = 22 = 20m + 2sm，属"1A"类型。它的特点是10号染色体具"长着丝点区域"结构。池杉染色体的相对长度组成为 $2n = 2L + 8M_2 + 12M_1$。通过与落羽杉的"1A"和墨西哥落羽杉的"2A"核型进行比较，似见它们的进化水平以落羽杉、池杉、墨西哥落羽杉之序递增。落羽杉属植物的核型公式均为 K(2n) = 22 = 20m + 2sm。本文还就核型、生态环境和地理分布(包括化石)资料讨论了落羽杉属的次生遗传歧异中心和可能的演化式样。

关键词 落羽杉属;核型;细胞地理学

杉科 Taxodiaceae 的落羽杉属 *Taxodium* Rich. 含落羽杉 *T. distichum* (L.) Rich、池杉 *T. ascendens* Brongn. 和墨西哥落羽杉 *T. mucronatum* Tenore (以下简称墨杉) 三种[6]。Coker (1903)[11]、Sax & Sax (1933)[18] 和 Stebbins (1948)[22] 先后对落羽杉进行了体细胞染色体计数 (2n = 22)，但他们都未涉及染色体的着丝点位置。Mehra & Khoshoo (1956)[17] 报告了墨杉的染色体数并描述了它们的着丝点位置。日诘和田中 (1979)[9]记载了落羽杉属植物的染色体组成 (2n=22m)。最近，Schlarbaum 等 (1983)[21]、黄少甫和徐炳声 (1984)[8]分别报道了落羽杉、池杉的核型。本文作者也观察了池杉的核型并与落羽杉和墨杉作了比较，结合它们的生态、地理分布和化石资料进行了落羽杉属的细胞地理学讨论，旨为研究杉科的系统演化提供必要的资料。

材料和方法

试验用池杉种子由武汉植物园种子室提供，凭证标本和凭证玻片存复旦大学生物系植物标本室。

池杉种子用60℃温水浸泡后40℃保温4小时，拌于蛭石中25℃保湿培养。将1 cm左右长的种子根用0.002mol/L的8-羟基喹啉水溶液预处理5小时，在60℃ 1mol/L HCl中解离2分钟，按常规程序制片，改良的苯酚品红液染色。

染色体相对长度系数 (I. R. L.) 的计算用郭幸荣等[15]的方法，核型的不对称性类型的划分按 Stebbins[24] 的方法。

观 察 结 果

从50个池杉细胞分裂相进行体细胞染色体计数，确定 2n = 22，与前人[8,9,11,17,18,21,22]

* 承中国科学院武汉植物园种子室张炳坤同志提供池杉种子，中国科学院上海生物化学研究所章菁同志参加部分染色体观察，我系朱世志、诸美萍同志协助显微摄影和印放照片，特此一并致谢。

表1 池杉、落羽杉、墨西哥落羽杉的染色体长度、臂比和类型

Table 1 The lengths, arm ratios and types of chromosomes in *Taxodium ascendens*, *T. distichum* and *T. mucronatum*

种名 Species	序号 No.	相对长度(%) Relative length (%)			相对长度系数 Index of relative length (I.R.L.)	臂比 Ratio of arms (long arm/short arm)	类型 Type
		短臂 Short arm	长臂 Long arm	全长 Total			
I. 池杉 *Taxodium ascendens*	1	5.50	6.30	11.80	1.30 (L)	1.15	m
	2	4.99	5.95	10.94	1.20 (M_2)	1.19	m
	3	4.96	5.56	10.52	1.16 (M_2)	1.12	m
	4	3.70	6.14	9.84	1.08 (M_2)	1.66	m
	5	4.53	4.89	9.42	1.04 (M_2)	1.08	m
	6	3.54	5.12	8.66	0.95 (M_1)	1.45	m
	7	4.02	4.56	8.58	0.94 (M_1)	1.13	m
	8	3.74	4.38	8.12	0.89 (M_1)	1.17	m
	9	3.65	4.06	7.71	0.85 (M_1)	1.11	m
	10	2.58	4.64	7.22	0.79 (M_1)	1.80	sm**
	11	3.10	4.07	7.17	0.79 (M_1)	1.31	m
II. 落羽杉[21] *Taxodium distichum*	1	5.47	6.15	11.62	1.28 (L)	1.12	m
	2	5.41	5.65	11.06	1.22 (M_2)	1.05	m
	3	4.92	4.92	9.84	1.08 (M_2)	1.00	m
	4	4.61	5.04	9.65	1.06 (M_2)	1.09	m
	5	3.69	5.41	9.10	1.00 (M_1)	1.47	m
	6	4.30	4.61	8.91	0.98 (M_1)	1.07	m
	7	2.95	5.41	8.36	0.92 (M_1)	1.83	sm**
	8	3.87	4.49	8.36	0.92 (M_1)	1.16	m
	9	3.81	3.93	7.74	0.85 (M_1)	1.03	m
	10	3.32	3.01+(1.41)	7.74	0.85 (M_1)	1.33	m*
	11	3.50	4.12	7.62	0.84 (M_1)	1.18	m
III. 墨西哥落羽杉[17] *Taxodium mucronatum*	1	5.87	6.98	12.85	1.41 (L)	1.19	m
	2	5.66	6.40	12.06	1.33 (L)	1.13	m
	3	4.70	5.44	10.14	1.12 (M_2)	1.16	m
	4	4.39	5.39	9.78	1.08 (M_2)	1.23	m
	5	2.59	5.97	8.56	0.94 (M_1)	2.31	sm**
	6	3.91	4.55	8.46	0.93 (M_1)	1.16	m
	7	4.07	4.12	8.19	0.90 (M_1)	1.01	m
	8	3.38	4.70	8.08	0.89 (M_1)	1.39	m
	9	3.81	4.12	7.93	0.87 (M_1)	1.08	m
	10	3.38	3.86	7.24	0.80 (M_1)	1.14	m
	11	2.91	3.81	6.72	0.74 (S)	1.31	m

* 随体染色体 ** 具长着丝点区域的染色体

对落羽杉属植物的观察结果一致。池杉染色体的长度、臂比和类型见表 1-I（取 6 个细胞的平均值），染色体形态和核型见图版 1:1。10 号染色体具近中部着丝点（臂比 1.80），它的两臂间的距离特别长，为 Schlarbaum 等[20]称作的“长着丝点区域”结构（见图版 1:1 箭头所示）。 其余各对染色体均具中部着丝点（臂比 1.08—1.66）。按 Levan 等[16]的分类

标准，池杉的核型公式为 $K(2n)=22=20m+2sm$，与黄少甫等[8]的 $K(2n)=24=22m+2B(m)$ 结果存在差异。它的染色体长度比(最长/最短染色体)为 1.65，没有臂比大于 2 的染色体，属 Stebbins[24] 划分的"1A"类型。按郭幸荣等[15]的 I.R.L. 值可将池杉的染色体分成 3 组，第一组 (1 号) 为长染色体 (L)，第二组 (2—5 号) 为中长染色体 (M_2)，第三组 (6—11 号)为中短染色体 (M_1)。因此，染色体相对长度组成为 $2n=2L+8M_2+12M_1$。

Schlarbaum 等[21]观察了落羽杉的体细胞染色体。笔者应用他们的染色体长度资料经有关运算后列入表 1-II。7 号染色体为近中部着丝点染色体，具长着丝点区域结构，其余均为中部着丝点染色体，核型公式 $K(2n)=22=20m(2SAT)+2sm$，10 号染色体的长臂具一随体。染色体长度比 1.52，没有臂比大于 2 的染色体，属"1A"核型。按 I.R.L. 值，染色体相对长度组成为 $2n=2L+6M_2+14M_1$。

墨杉染色体 ($2n=22$) 的形态仅见 Mehra 等[17]作过观察，他们指出 20 条染色体具中部或近中部着丝点(实即 m)，有一对染色体具近端着丝点(实即 sm)。本作者就他们赖以描述的"标准"分裂图象进行核型分析(见图版 1:2，表 1-III)，可见 5 号为具长着丝点区域的近中部着丝点染色体(见图版 1:2 箭头所示)，其余均为中部着丝点染色体，核型公式 $K(2n)=22=20m+2sm$，与池杉和落羽杉一致。染色体长度比 (1.83) 小于 2，有一对染色体 (5 号)的臂比超过 2，因此墨杉的核型为"2A"类型。染色体相对长度组成 $2n=4L+4M_2+12M_1+2s$。

为便于对池杉、落羽杉、墨杉进行比较，将它们核型的有关性状列入表 2。

表 2　池杉、落羽杉、墨西哥落羽杉核型的比较

Table 2　A comparison of karyotypes of *Taxodium ascendens*, *T. distichum* and *T. mucronatum*

种　名 Species	落羽杉[21] *T. distichum*	池　杉 *T. ascendens*	墨西哥落羽杉[17] *T. mucronatum*
核型公式和染色体相对长度组成 Karyotypic formula and chromosome complement based on their relative length	$K(2n)=22=20m+2sm$ $=2L+6M_2+14M_1$	$K(2n)=22=20m+2sm$ $=2L+8M_2+12M_1$	$K(2n)=22=20m+2sm$ $=4L+4M_2+12M_1+2s$
平均臂比 Arm ratio in mean	1.21	1.29	1.28
染色体长度比 Ratio of the longest chromosome to the shortest	1.52	1.65	1.91
臂比>2 的染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio 2	0	0	0.09
核型类型 Karyotypic type	1A	1A	2A

讨　论

(一) 核型研究

1. 池杉的 10 号染色体具"长着丝点区域"结构(在黄少甫等[8]的图 2 中也可见)，这是它的核型的一个较为稳定的特征。落羽杉的 7 号[21] 和墨杉的 5 号染色体[17] 也具这个结构，表明这是落羽杉属植物核型的共同特征。根据目前的研究，该结构至少还见于柳杉属 *Cryptomeria* D. Don[4,25]、水松属 *Glyptostrobus* Endl.[3,5]、水杉属 *Metasequoia* Miki[1,21]、巨杉属 *Sequoiadendron* Buchholz[19]、台湾杉属 *Taiwania* Hayata[2]；但在其他裸子植物中尚未见到报告，可能反映出这是杉科植物的一个特点。

2. 由表 2 可见，落羽杉属植物具有相同的核型公式，它们都由 10 对中部着丝点和 1 对近中部着丝点的长着丝点区域染色体构成，表明了该属植物核型的同一性。日诘等[9] 报告落羽杉属全由中部着丝点染色体组成，但没有提供染色体分裂图象或核型的测量数据。他们的结论与本文存在较大的分歧。将落羽杉、池杉和墨杉的核型进行对比，落羽杉和池杉属"1A"类型，落羽杉的平均臂比和染色体长度比为三者中最低，表明它的核型最对称和原始，池杉的该比值较高而稍进化。墨杉的平均臂比虽然与池杉相同，但它的染色体长度比最高，且有 1 对臂比大于 2 的染色体，染色体相对长度组成中也出现了 1 对短染色体，核型为"2A"类型，比前二者进化得多。

应用上述核型资料，可编成如下的分种检索表：

1. 染色体相对长度组成中没有短染色体，臂比大于 2 的染色体比例为 0，"1A"核型。
   2. 平均臂比 1.21 左右，染色体长度比约 1.52……………………**落羽杉 *T. distichum***
   2. 平均臂比 1.29 左右，染色体长度比约 1.65……………………**池杉 *T. ascendens***
1. 染色体相对长度组成中有 1 对短染色体，臂比大于 2 的染色体（1 对）比例为 0.09，"2A"核型……………………………………**墨杉 *T. mucronatum***

3. 根据有关资料的研究，笔者发现杉科各属植物核型的进化水平具有随着生境海拔高度的升高和花粉粒乳头状突起长度的缩短而增高的趋势(另文论述)。落羽杉和池杉的生境为海拔 0—530 m，墨杉为 300—2500 m[14]，三者花粉粒的乳头状突起长度分别为 2—3.5、1.7—3.5、2 μm（席以珍 1986[7]），可见生态和花粉资料支持上述对落羽杉、池杉、墨杉核型进化水平的分析结果。

4. 除了密叶杉属 *Athrotaxis* Don 的情况不详外，杉科的大部分属都只有一种核型类型。落羽杉属具"1A"、"2A"二种类型，可能是科内绝无仅有的，似乎表明该属在进化上比较活跃，产生了较大的分化。

（二）细胞地理学研究

根据 Florin[14] 和 Dallimore[12]的记载（参照图 1）可见落羽杉的分布区"从佛罗里达州经墨西哥湾诸州（Gulf States）延伸到得克萨斯州，再沿密西西比河流域北上到密苏里州、伊利诺斯州和印第安纳州。另外，它从佛罗里达沿海岸平原向北伸展到特拉华州和新泽西州南部。"池杉"从弗吉尼亚州南部到佛罗里达和亚拉巴马州。"墨杉分布在美国"得克萨斯州、墨西哥并延伸到危地马拉。"由此可见，图 1 的划线范围是落羽杉属的现代地理分布中心，可能也是它的遗传歧异中心（center of genetic diversity），因为这里不仅集中分布着所有 3 种植物，而且其核心区域分布着属内最原始的落羽杉，东、西两侧有较进化的池杉和墨杉。同时明显可见，离开此中心种的数目就减少，美国伊利诺斯州和新泽西州仅有落羽杉，墨西哥和危地马拉只分布墨杉。

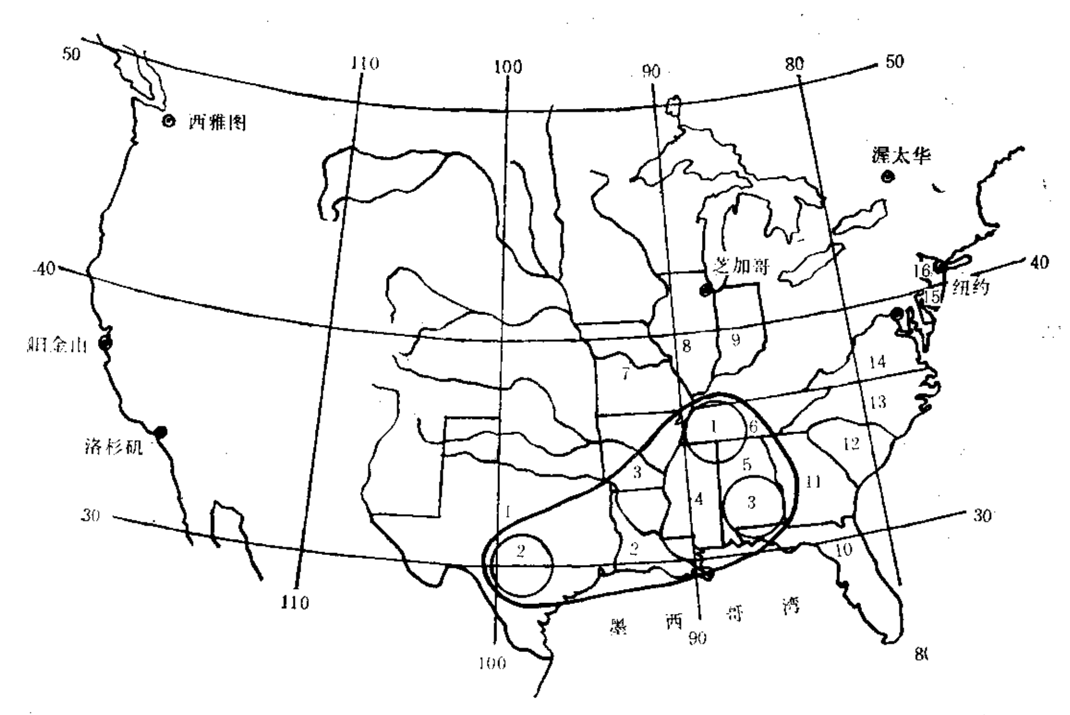


图 1　落羽杉属的地理分布示意图　1. 得克萨斯州；2. 路易斯安那州；3. 阿肯色州；4. 密西西比州；5. 亚拉巴马州；6. 田纳西州；7. 密苏里州；8. 伊利诺斯州；9. 印第安纳州；10. 佛罗里达州；11. 佐治亚州；12. 南卡罗来纳州；13. 北卡罗来纳州；14. 弗吉尼亚州；15. 特拉华州；16. 新泽西州。①,②始新世化石；③上新世化石。

Fig. 1　Distribution of *Taxodium*　1. Texas; 2. Louisiana; 3. Arkansas; 4. Mississippi; 5. Alabama; 6. Tennessee; 7. Missouri; 8. Illinois; 9. Indiana; 10. Florida; 11. Georgia; 12. South Carolina; 13. North Carolina; 14. Virginia; 15. Delaware; 16. New Jersey. ①,② Eocene fossil; ③ Pliocene fossil.

Dressler[13]、Axelrod[10] 和 Florin[14] 指出，落羽杉属的化石可能早在中生代就已沉积，在早第三纪广泛分布于北美洲。古新世从加拿大西南部分布到阿拉斯加州南部，上新世收缩成美国境内的现代分布区并于更新世或更早进入墨西哥和危地马拉。可见，落羽杉属是个古老类群，现在在古新世的分布地加拿大、阿拉斯加的绝迹和在上新世分布区的收缩，表明在它的发展史上经历过很大的环境变化。因此，根据 Stebbins[23] 的观点，如图 1 所画的落羽杉属的遗传变异中心只能是它的次生遗传歧异中心 (secondary center of genetic diversity)。

由图 1 可见，落羽杉属现代分布区仅有的三个化石分布记录[14]即图 1 中的始新世的①、②和上新世的③都在笔者所画的现代分布中心及遗传歧异中心之内，可见该区划得到化石资料的支持。因此，笔者推测该歧异中心可能早在始新世就以较原始的落羽杉开始存在，因为这里不仅存在始新世化石，而且该中心的大部分地区现正分布着落羽杉。如果池杉的确比落羽杉进化，那末它的出现时间应迟于始新世，但不会晚于上新世(因为它在美国境内的现代分布区在上新世就已形成)。由图 1 可见③上新世化石的出现至少表明在地质时期上是与此分析相吻合的，而且这里正是池杉的现代分布区，这些上新世化石很有可能包括池杉。从池杉的分布区可见，它可能自亚拉巴马州离开歧异中心经佛罗里达州

沿海岸平原作进化性迁移直抵弗吉尼亚州南部，成为一个外向的"适应辐射"(adaptive radiation)。由于它与落羽杉同处 0—530 米低海拔多雨湿润的低地、沼泽、河边生境[14],受到的选择压力较小,致使它的核型仅比落羽杉稍有进化。如果墨杉的确比落羽杉和池杉都进化，那末它应该出现得更迟。目前在墨西哥和危地马拉仅有墨杉分布，落羽杉属在更新世进入这里[10,13,14] 的古植物学研究结果可能表明墨杉的确是在较迟的更新世才形成。它自得克萨斯州离开歧异中心进入墨西哥和危地马拉作南向进化性迁移，成为另一个外向的"适应辐射"。由于它生长在与落羽杉、池杉迥然不同的 300—2500 m 的生态环境[14],那里气候高寒,较为干燥,墨杉受到较大的选择压力，致使它的核型（"2A"）大为进化。由此可见，生态地理条件可能是影响落羽杉属植物核型进化水平的重要因素之一，而较为进化的核型使物种能更好地适应变化了的生态环境,对外向性进化迁移的"适应辐射"有着重要的意义。落羽杉属歧异中心的物种分布格局及其迁移与特别是温带类群中经常发现的歧异中心附近的植物是二倍体而在分布区边缘多倍体(较进化)的百分比增高的现象类同。这种较进化的类群边缘分布的式样表明这些类群具有较强的迁移和定居能力,而后者与它们的进化趋势是密切相关的。

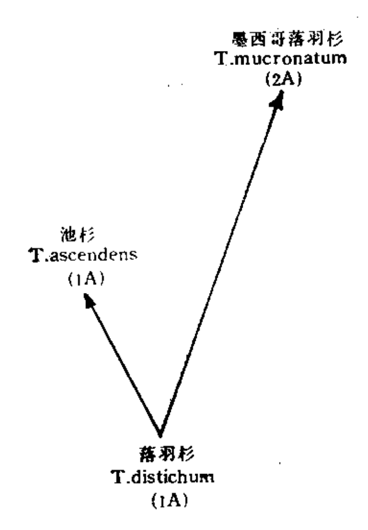


图 2 落羽杉属的可能演化式样

Fig. 2 The probable evolutionary pattern of *Taxodium*

根据对落羽杉属植物的核型及歧异中心和迁移的分析，可见该属的演化式样可能如图 2 所示,池杉和墨杉都由较原始的落羽杉分别演化而成。

参 考 文 献

[1] 李林初，1986: 水杉的核型研究,武汉植物学研究 **4**(1): 1—5。
[2] 李林初，1986: 秃杉的细胞学研究,植物分类学报 **24**(5): 376—381。
[3] 李林初，1987: 水松的细胞学研究,广西植物 **7**(2): 101—106。
[4] 李林初、徐炳声，1984: 柳杉的染色体核型研究,林业科学 **20**(3): 323—326。
[5] 肖德兴、董金生，1983: 水松核型的初步研究,江西农业大学学报 (3,4): 87—90。
[6] 郑万钧、傅立国，1978: 中国植物志;第七卷,科学出版社。
[7] 席以珍，1986: 杉科植物花粉形态的研究,植物研究 **6**(3): 127—144。
[8] 黄少甫、徐炳声，1984: 池杉染色体核型的分析,广西植物 **4**(4): 281—284。
[9] 日诘雅博·田中隆莊，1979: 裸子植物の染色体,遺伝 **33**(6): 31—37。
[10] Axelrod, D. I., 1960: The evolution of flowering plants. In: "Evolution after Darwin", I(edit. S. Tax): 227—305. Chicago.
[11] Coker, W. C., 1903: On the gametophytes and embryo of Taxodium. *Bot. Gaz.* **36**: 114—141.
[12] Dallimore, W. and A. B. Jackson, rev. Harrison, S. G., 1966: Handb. Conif. and Ginkgo. ed. 4. Edward Arnold, London, 575—582.
[13] Dressler, R. L., 1954: Some floristic relationships between Mexico and the United States. *Rhodora* **56**: 81—96.
[14] Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Hort. Bergiani* **20**(4): 121—312.
[15] Kuo, S. R. (郭幸荣) et al., 1972: Karyotype analysis of some formosan Gymnosperms. *Taiwania* **17**(1): 66—80.
[16] Levan, A. et al., 1964: Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* **52**: 201—220.
[17] Mehra, P. N. and T. N. Khoshoo, 1956: Cytology of conifers. *J. Genet.* **54**(1): 165—180.

[18] Sax, K. and H. J. Sax, 1933: Chromosome number and morphology in the conifers. *J. Arn. Arb.* **14**: 356—375.
[19] Schlarbaum, S. E. and T. Tsuchiya, 1975: The chromosome study of giant sequoia, Sequoiadendron giganteum. *Silvae Genet.* **24**: 23—26.
[20] Schlarbaum, S. E. and T. Tsuchiya, 1981: Differntial reactivity to staining in tree chromosomes. *J. Heredity* **72**: 62—63.
[21] Schlarbaum, S. E., L. C. Johnson and T. Tsuchiya, 1983: Chromosome studies of Metasequoia glyptostroboides and Taxodium distichum. *Bot. Gaz.* **144**(4): 559—565.
[22] Stebbins, G. L., 1948: The chromosomes and relationship of Metasequoia and Sequoia. Science **108**: 95—98.
[23] Stebbins, G. L., 1957: Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press.
[24] Stebbins. G. L., 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants. Edward Arnold, London, 85—104.
[25] Toda, Y., 1980: On the karyotype of Cryptomeria japonica D. Don (v) Cryptomeria japonica D. Don in Kyushu (1). *J. Jap. For. Soc.* **62**(7): 264—269.

THE STUDIES ON THE KARYOTYPES AND CYTOGEOGRAPHY OF *TAXODIUM* RICH. (TAXODIACEAE)

LI LIN-CHU

(*Department of Biology, Futan University, Shanghai*)

Abstract The present paper deals with the karyotypic analysis of *Taxodium ascendens* Brongn. The somatic chromosomes in root-tip cells of the plant are found to be 2n=22, all with median and submedian constrictions. A character of the karyotype is that the chromosome 10 has a long kinetochore region (Plate 1:1). According to the terminology defined by Levan et al.[16], the karyotype formula is k(2n)=22=20m+2sm, which is different to Huang et Hsu's[8] K(2n)=24=22m+2B(m). The karyotype belongs to "1A" of Stebbins'[24] karyotypic symmetry and is generally regarded as a relatively primitive one. The species' chromosome complement is $2n=22=2L+8M_2+12M_1$ according to I.R.L.difined by Kuo et al.[15] based on relative length. The lengths, arm ratios and types of chromosomes of the species are given in Table 1-I. The morphology of the chromosomes and the karyotype, are given in Plate 1:1.

In the light of the works of Schlarbaum et al.[21] and Mehra et al.[17], K(2n)=22=20m (2SAT)+2sm and $2n=22=2L+6M_2+14M_1$ are for *T. distichum* (L.) Rich. (see Table 1-II), K(2n)=20m+2sm and $2n=22=4L+4M_2+12M_1+2S$ for *T. mucronatum* Tenore (see Table 1-III, Plate 1:2), which belong to "1A" and "2A" respectively.

The differences between three species in the ratio of the longest to the shortest chromosome, I.R.L. and the proportion of chromosomes with arm ratio >2 show that the karyotype of *T. mucronatum* is the most advanced and that of *T. distichum* the most primitive. The present author suggests that the sequence of evolutionary advance be *T. distichum, T. ascendens, T. mucronatum.*

Based on the evidence from the karyotype analyses, ecology and geographical distribution (including fossil), the secondary center of genetic diversity (Fig. 1) and the probable evolutionary pattern (Fig. 2) of *Taxodium* are discussed.

Key words *Taxodium;* Karyotype; Cytogeography



池杉(1)和墨西哥落羽杉(2)[17]的体细胞染色体形态和核型
The morphology of somatic chromosomes and karyotypes in 1. *T. ascendens* and 2. *T. mucronatum* (from Mehra[17])